Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **3**, 1981,
section A, nº 2 : 689-703.

Hybridation introgressive entre deux espèces de *Sarotherodon* (Pisces, Cichlidae) dans un lac de Madagascar

par Jacques Daget et Jacques Moreau *

Résumé. — Les auteurs relatent l'apparition d'une population de Poissons hybrides dans le lac Itasy, à Madagascar, en 1963-64. Ces poissons, appelés Tilapia trois-quarts, résultaient du croisement de deux espèces de Cichlidés introduites dans le lac, *Sarotherodon niloticus* et *S. macrochir*. La dynamique des populations de ces deux espèces et de leurs hybrides a été suivie de 1966 à 1975. Après une phase d'expansion explosive des hybrides et d'introgression, *S. macrochir* a été pratiquement éliminé. La population hybride a alors commencé à régresser au profit de *S. niloticus*. A partir de 1973, on reconnaissait parmi les *S. niloticus* en pleine expansion deux sous-populations dont l'une avait un taux de croissance nettement plus faible que l'autre. Les auteurs émettent l'hypothèse qu'il s'agirait là d'un effet de l'hybridation introgressive.

Abstract. — A population of hybrid fishes appeared in 1963-64 in the Itasy lake (Madagascar). These fishes called Tilapia trois-quarts came from the cross between two introduced cichlid fishes : *Sarotherodon macrochir* and *S. niloticus*. The population dynamics of the two species and their hybrid has been checked from 1966 to 1975. *S. macrochir* has entirely disappeared after the intensive increasing of the hybrid population and introgression. Tilapia trois-quarts is decreasing now and *S. niloticus* is taking the place. Since 1973, *S. niloticus* is divided into two subpopulations with different growth rates. The hypothesis of a possible effect of introgression and the general importance of this phenomenon are discussed.

I. Le lac Itasy et son peuplement de Poissons

Le lac Itasy (35 km²) a déjà été décrit plusieurs fois (Thérézien, 1964 ; Vincke, 1971 ; Moreau, 1979). Il se trouve à 135 km à l'ouest de Tananarive, capitale de Madagascar, par 19°7′ S et 46°45′ E, à 1 221 m d'altitude, sous un climat tropical caractérisé par l'alternance d'une saison sèche et fraîche (température moyenne 17°C) et d'une saison chaude et humide (température moyenne 22°C) ; 1 500 mm d'eau tombent de novembre à mars.

La faune de Poissons comprenait à l'origine un seul Cichlidé autochtone, *Ptichochromis betsileanus*, maintenant pratiquement disparu, *Eleotris legendrei*, *Gobius microrhynchus* et deux anguilles, *Anguilla nebulosa labiata* et *A. mossambica*. *Carassius auratus* fut intro-

* J. Daget : *Muséum national d'Histoire naturelle, Laboratoire d'Ichtyologie générale et appliquée, 43, rue Cuvier, 75231 Paris Cedex 05.*
J. Moreau : *École nationale supérieure agronomique, Laboratoire d'Ichtyologie appliquée, 145, avenue de Muret, 31076 Toulouse.*

duit dans le lac Itasy vers la fin du XIXe siècle et *Cyprinus carpio* en 1934. Ces deux espèces s'y acclimatèrent facilement et s'y trouvent encore aujourd'hui, alors que *Paratilapia polleni* introduit vers 1924 a rapidement disparu (VINCKE et BARD, 1971). Vers 1953, *Tilapia rendalli* (appelé à l'époque *Tilapia melanopleura*) vint s'ajouter aux espèces précédentes. En 1958, elle s'était multipliée au point de constituer la quasi-totalité des captures des pêcheurs locaux.

C'est alors que *Sarotherodon macrochir* fut introduit dans le lac Itasy. Cette espèce phytoplanctophage, vivant en pleine eau où elle n'était pratiquement pas pêchée, connut un développement explosif dont tous les riverains suffisamment âgés se souviennent encore. Elle prit rapidement la place des autres espèces, notamment celle de *Tilapia rendalli*, dans les captures des pêcheurs encore peu nombreux et mal équipés. En effet, l'épervier ne commença à être utilisé qu'à partir de 1955 et l'usage des filets maillants est encore plus récent. En 1961 furent introduits simultanément *Tilapia zillii*, *Sarotherodon niloticus* et *Sarotherodon mossambicus*. Cette dernière espèce, essentiellement côtière sous ces latitudes, ne s'est jamais réellement acclimatée au lac Itasy. La dernière introduction en date, réussie celle-là, fut celle du vorace *Micropterus salmoides* en fin 1962-début 1963. En 1963-64, époque à partir de laquelle la pêche au filet s'est considérablement développée, la production du lac Itasy était de l'ordre de 1 000 tonnes par an et *S. macrochir* représentait 85 % des captures.

En 1965 et surtout en 1966, les pêcheurs constatèrent dans leurs prises la présence d'un poisson nouveau qui ressemblait à *S. macrochir* sans lui être identique. On verra plus loin qu'il s'agissait d'un hybride de *S. macrochir* et *S. niloticus*. Ce poisson fut immédiatement baptisé « Tilapia trois-quarts ». Les premiers étaient nés pendant la saison de reproduction 1963-64, c'est-à-dire aux alentours du 1er janvier 1964. En effet, au début de 1969, les individus les plus âgés avaient alors cinq ans. Durant cette année 1969, les Tilapia trois-quarts représentèrent 74 % des 830 tonnes capturées et les *S. macrochir* seulement 1 %. En 1972, cette dernière espèce avait pratiquement disparu, au profit de *S. niloticus*, alors que les Tilapia trois-quarts commençaient déjà à décliner. Le tableau I montre la rapidité avec laquelle s'est faite cette évolution du peuplement.

II. Caractéristiques morphologiques et biologiques du Tilapia trois-quarts

L'aspect général du Tilapia trois-quarts rappelle celui de *S. niloticus*. La teinte est bleu-gris à violet, surtout sur le dos, les flancs et le ventre étant gris argenté. La gorge est généralement très foncée chez le mâle, plus claire chez la femelle. Les lèvres sont pâles, l'iris de l'œil foncé, la pupille claire. La tache operculaire est verdâtre. La nageoire dorsale est tessellée, sans tache ni ocelle sur la partie postérieure. La membrane est bordée d'un liséré rouge, surtout chez le mâle. La nageoire caudale, tronquée ou légèrement arrondie, porte quelques raies verticales chez le mâle, mais est uniformément bleu-violet chez la femelle ; son bord distal est légèrement rougeâtre. Les nageoires pectorales sont grises et transparentes, les nageoires ventrales gris-violet, comme la nageoire anale qui est parfois tessellée chez le mâle. Les nombres de rayons durs (en chiffres romains) et de rayons mous (en chiffres arabes) observés aux nageoires figurent dans le tableau II.

Les branchiospines ont la forme générale de celles des *S. macrochir* et des *S. niloticus*,

Tableau I. — Évolution du peuplement du lac Itasy de 1963 à 1975.

	1963	1964	1965	1966	1967	1968	1969	1970	1971	1972	1973	1974	1975
	Production totale (tonnes)												
	1200	850	500	300	280	84*	830	450	300	290	280	280	275
	Espèces capturées (%)												
Cyprinus carpio	6	5,5	5	4,5	4	4	3	3	3	3	3	3	3
Tilapia rendalli	5	4,5	4	3,5	3	2	1	1	0,5	0,5	0,5	0,5	0,2
Sarotherodon macrochir	85	85,5	77,5	56	30	10	1	1	0				
Sarotherodon niloticus	1	2	5	8	10	15	18	24	32	38,5	44,5	49,5	55
Tilapia trois-quarts	—	—	5	25	50	66	74	68	61	54	48	43	38,8
Micropterus salmoides	0	0	1	1	1,5	1,5	2	2	2,5	3	3	3	3
Autres espèces dont *Anguilla* spp.	3	2,5	2,5	2	1,5	1,5	1	1	1	1	1	1	1

* En 1968 la pêche au filet et la commercialisation ont été interdites.

Tableau II. — Nombres de rayons et de branchiospines observés sur 86 Tilapia trois-quarts.

Nageoires	Dorsale						Anale					Pectorale			Ventrale		
	XV	XVI	XVII	12	13	14	II	III	8	9	10	12	13	14	I	4	5
Fréquence absolue	8	73	5	55	30	1	1	85	1	42	43	12	55	19	86	2	84
Fréquence relative	9,3	84,9	5,8	63,9	34,9	1,2	1,2	98,8	1,2	48,8	50,0	14,0	63,9	22,1	100	2,3	97,7

Premier arc branchial	Partie inférieure					Partie supérieure				
Nombre de branchiospines	16	17	18	19	21	4	5	6	7	8
Fréquence absolue	23	22	21	19	1	7	10	28	39	2
Fréquence relative (%)	26,7	25,6	24,4	22,1	1,2	8,1	11,6	32,6	45,4	2,3

tout en étant un peu plus grosses et moins serrées. Les nombres observés sont indiqués aussi dans le tableau II. L'os pharyngien inférieur est également du type *Sarotherodon*. La lamelle médiane antérieure est relativement longue (31,5 %) et la surface dentifère, à angles postérieurs arrondis, est triangulaire. Les dents pharyngiennes en occupent toute la surface. Ces dents sont plus clairsemées vers la lamelle médiane et plus denses vers le bord postérieur de l'os. La forme du pharyngien et celle des dents pahryngiennes sont indiquées sur la figure 1.

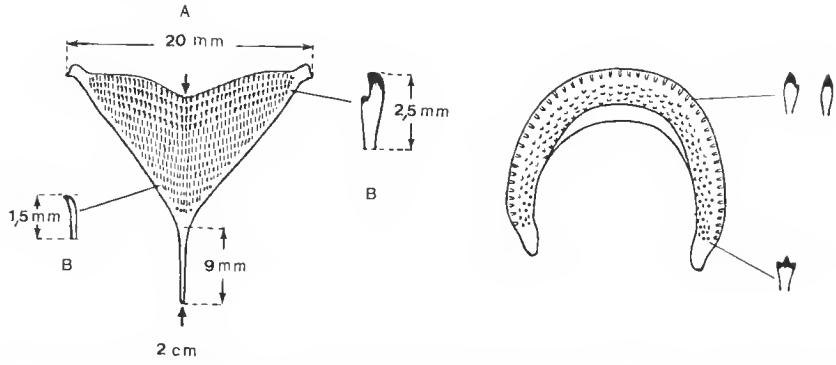


Fig. 1. — Denture de Tilapia trois-quarts. A gauche, os pharyngien inférieur et types de dents pharyngiennes. A droite, disposition et forme des dents à la mâchoire supérieure (d'après Vincke, 1971).

A la mâchoire supérieure, les dents externes sont disposées en une rangée régulière. Elles ne sont pas toutes identiques et on trouve intercalées des dents unicuspides et des dents bicuspides à pointes brunes. Les dents internes forment une bande ; elles sont toutes tricuspides, le sommet des pointes étant de couleur brune.

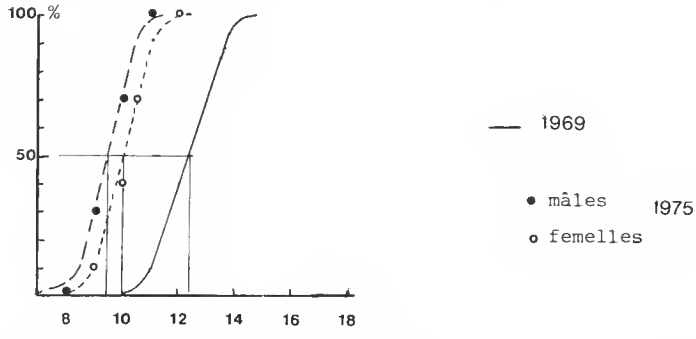


Fig. 2. — Détermination de la taille moyenne de maturité sexuelle chez Tilapia trois-quarts en 1969, sexes groupés, et en 1975, sexes séparés.

La taille moyenne de maturité sexuelle était de 12 cm environ de longueur standard pour les deux sexes en 1969, mais notablement plus faible en 1976 : 9,5 cm pour les mâles et 10 cm pour les femelles (fig. 2). L'activité sexuelle est complètement suspendue durant la saison

fraîche ; elle atteint son maximum du 1er septembre au 15 janvier. Les Tilapia trois-quarts pratiquent l'incubation buccale comme tous les *Sarotherodon*. Les œufs de couleur jaune vif ont une taille analogue à celle des œufs de *S. niloticus* et *S. macrochir*. Ils sont incubés par la femelle. La ponte a lieu dans un nid, d'un diamètre de 30 à 40 cm, creusé sur le fond, sous une faible profondeur d'eau (30-50 cm). La cuvette est simple, entourée d'un petit bourrelet et sa profondeur est d'environ 10 cm au centre. De véritables frayères où de nombreux nids sont creusés les uns à côté des autres sont fréquemment observées. Un des géniteurs, et parfois les deux, reste constamment au-dessus du nid. Selon toute vraisemblance, chaque femelle pond au plus trois fois par saison de reproduction (Moreau, 1979).

Des dénombrements d'ovocytes mûrs dans les ovaires ont permis d'évaluer la fécondité théorique des femelles, de la relier au poids frais de celles-ci et de constater des variations de fécondité durant la période d'activité sexuelle. Une baisse très nette de la fécondité théorique de 1969 à 1976 a été mise en évidence (fig. 3).

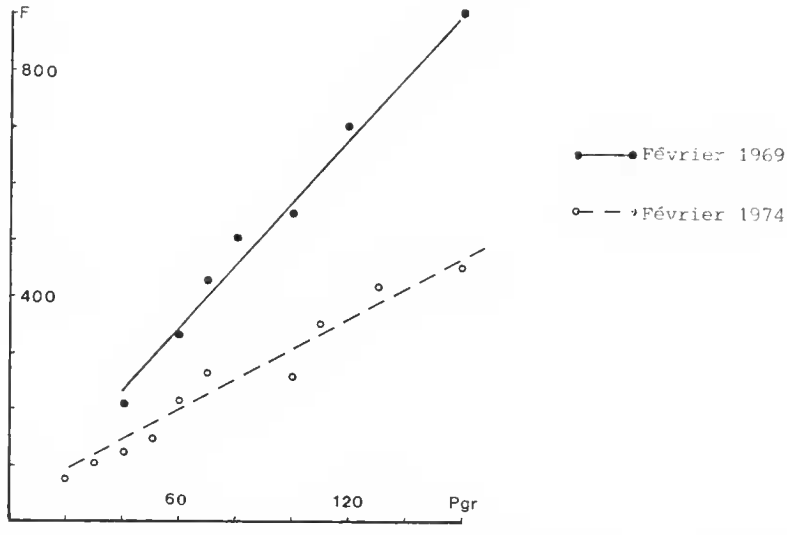


Fig. 3. — Variations de la fécondité théorique des femelles de Tilapia trois-quarts en 1969 et en 1974.

Le régime alimentaire des Tilapia trois-quarts se compose surtout de phytoplancton (environ 75 %) et de végétaux supérieurs. Le coefficient de condition qui était de 3,40 pour les deux sexes en 1969 a diminué chez les femelles jusqu'à une valeur de 2,61 en 1975, alors qu'il restait stable chez les mâles. Les Tilapia trois-quarts cessent de grandir une fois par an lors de la saison fraîche, époque durant laquelle ils s'alimentent peu. Cet arrêt annuel de croissance est perceptible sur les écailles où s'inscrivent des annuli assez nets pour permettre la détermination de l'âge (Moreau, 1974). C'est ainsi que l'on a pu tracer la courbe de croissance linéaire moyenne pour la population et l'ajuster à un modèle de von Bertalanffy (fig. 4). Les valeurs des paramètres n'ont pas varié de 1969 à 1975 et sont restées les suivantes :

	L_∞	k	t_0
Femelles	27,7 cm	0,0184	— 12,7 mois
Mâles	37,1 cm	0,0117	— 15,6 mois

Quant à la croissance pondérale, elle a fortement diminué chez les femelles du fait des variations du coefficient de condition signalées plus haut. Enfin, Tilapia trois-quarts présente une longévité d'environ huit ans dans les conditions naturelles du lac Itasy.

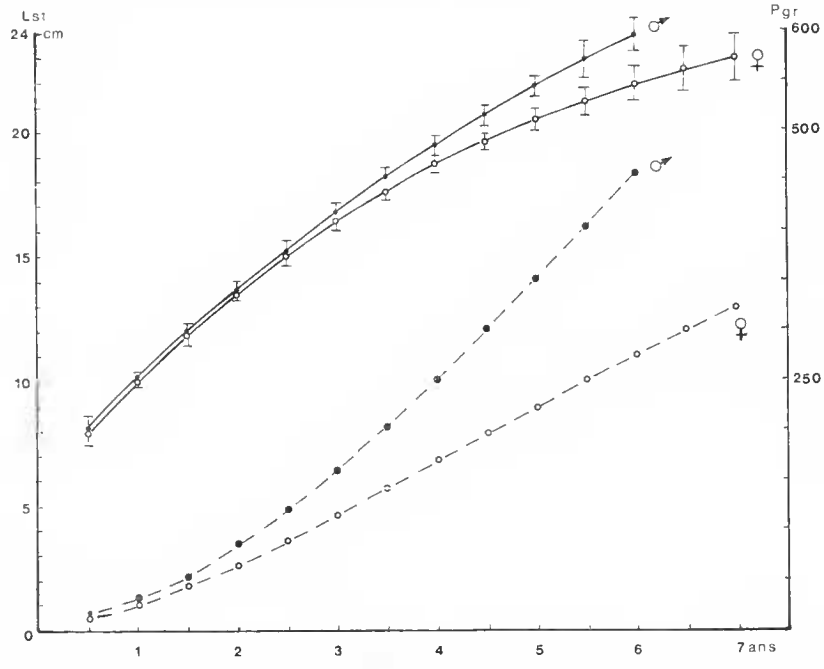


Fig. 4. — Croissance linéaire et pondérale chez les mâles et les femelles de Tilapia trois-quarts.

Il est important de souligner que certains caractères ont évolué de 1969 à 1975, période pendant laquelle la population a pu être étudiée de façon suivie. Ce sont surtout les femelles qui ont été affectées. L'abaissement de la fécondité, la diminution de la croissance pondérale et la dégradation de la condition physiologique permettaient de diagnostiquer dès 1975 un processus de dégénérescence à issue fatale pour la population de Tilapia trois-quarts du lac Itasy.

III. Nature hybride des Tilapia trois-quarts

Étant donné la façon dont les Tilapia trois-quarts sont apparus dans le lac Itasy, la seule hypothèse possible sur leur origine était celle d'une hybridation spontanée entre

deux des espèces présentes dans le lac en 1963, et plus précisément entre deux espèces de *Sarotherodon* puisque toutes les caractéristiques des Tilapia trois-quarts correspondent à ce genre. Or, trois espèces ont été introduites. *S. macrochir*, bien acclimatée, dominait largement le peuplement en 1963. *S. niloticus* et *S. mossambicus*, d'introduction plus récente, ne s'étaient pas encore véritablement développés. Il était donc à peu près certain que l'une des espèces parentes était *S. macrochir* en raison de son abondance relative dans le lac Itasy en 1963. Il paraissait probable que l'autre espèce parente était *S. niloticus* qui représentait déjà 1 % des captures en 1963 et dont l'importance relative dans le peuplement devait augmenter régulièrement au cours des années suivantes alors que *S. mossambicus* devait définitivement disparaître à partir de 1968 sans avoir réussi à s'acclimater ni probablement à se reproduire.

La preuve définitive fut apportée par des essais d'hybridation expérimentale effectués à la Station de Pisciculture de Bouaké (Côte d'Ivoire). Le croisement *S. niloticus* ♀ × *S. macrochir* ♂ donne 100 % de mâles et le croisement inverse 75 % de mâles et 25 % de femelles. L'hybridation s'obtient plus ou moins facilement suivant l'origine géographique des géniteurs, mais elle est toujours possible et donne toujours les mêmes résultats. Les hybrides sont fertiles et tous les rétrocroisements avec les souches parentes sont possibles (Jalabert *et al.*, 1971). Les hybrides F_1 se sont révélés très proches à tous points de vue des Tilapia trois-quarts les plus âgés observés en 1969. En conclusion, la population de Tilapia trois-quarts apparue dans le lac Itasy en 1963-64 et qui a fait l'objet d'études suivies de 1966 à 1976 était un mélange d'hybrides à divers degrés entre *S. niloticus* et *S. macrochir*.

IV. Dynamique des populations et introgression

Dans le peuplement du lac Itasy, les effectifs de *S. macrochir* ont diminué de façon spectaculaire en quelques années. Les prises par filet maillant de 100 × 1,5 m sont tombées de 22 667 kg par an en 1963 à moins de 15 kg par an en 1969 et à partir de 1971 le stock avait pratiquement disparu. Un effondrement aussi rapide ne peut s'expliquer que par la conjonction de plusieurs facteurs.

En premier lieu, il convient de citer le développement de la pêche aux filets maillants. En 1963, les premiers qui furent utilisés, au nombre de 45, avaient des mailles de 4 cm et ne capturaient pas de Tilapia trois-quarts, ces derniers ayant encore une taille trop faible. En 1969, le nombre des filets maillants atteignait 570. Ceux à mailles de 3 cm capturaient une proportion importante de Tilapia trois-quarts, les filets à mailles plus grandes n'en retenant qu'une proportion beaucoup plus faible. Quant à la senne, elle est restée en faveur au lac Itasy jusqu'en 1966 car elle permettait la capture de *S. macrochir* moins méfiant que le Tilapia trois-quarts. A partir de 1966, l'usage des sennes a rapidement décliné pour disparaître complètement en même temps que le stock de *S. macrochir*. En résumé, *S. macrochir* s'est révélé beaucoup plus vulnérable que Tilapia trois-quarts aux engins de pêche et beaucoup plus sensible à l'augmentation considérable de l'effort total de pêche observé à partir de 1963.

En second lieu, il a été vérifié que *S. macrochir* atteint la maturité sexuelle plus tardivement que Tilapia trois-quarts et qu'à taille égale sa fécondité est plus faible. Ainsi, les engins capturant des poissons de petite taille prenaient des *S. macrochir* immatures alors

que les Tilapia trois-quarts de longueur équivalente s'étaient déjà reproduits. Enfin, à la surexploitation et à une faible résilience on peut ajouter, comme facteur de déclin de *S. macrochir*, la concurrence pour la nourriture et l'accès aux frayères non seulement des Tilapia trois-quarts qui ont littéralement envahi le lac Itasy de 1965 à 1969, mais aussi des *S. niloticus* dont le stock a augmenté régulièrement, les prises par filet maillant passant de 12 kg en moyenne par an en 1963 à environ 150 kg par an en 1969.

Chez *S. macrochir*, comme chez *S. niloticus*, le mâle est territorial et, sur les emplacements favorables, creuse un nid où il attend les femelles. En 1963-64, les *S. macrochir* étant environ 85 fois plus nombreux que les *S. niloticus*, de nombreux croisements ont dû se produire dans un sens ou dans l'autre, produisant une quantité relativement importante de mâles et une quantité bien moindre de femelles F_1. Les années suivantes, à de nouvelles cohortes d'hybrides F_1 se sont mélangés des hybrides F_2, issus de croisements $F_1 \times F_1$ et d'individus issus de croisements de retour avec *S. niloticus*, mais surtout *S. macrochir* plus abondant. Au bout de quelques années, la population de Tilapia trois-quarts était devenue une juxtaposition d'individus génétiquement hétérogènes. Le sex-ratio dans cette population n'a pas été déterminé. On possède seulement les résultats de pêches au filet sur des frayères qui ont donné 81 % de mâles et 19 % de femelles (Moreau, 1979), mais on ne peut tirer aucune conclusion de ces chiffres car les femelles, lorsqu'elles incubent leurs œufs, s'éloignent des zones de frai à la recherche d'eaux plus calmes. Il est cependant probable que les mâles ont toujours été beaucoup plus nombreux que les femelles et comme ils sont plus précoces que les mâles des espèces parentes, on peut tenir pour certain que sur les frayères la proportion des Tilapia trois-quarts par rapport aux *S. niloticus* et *S. macrochir*, en ce qui concerne les mâles territoriaux en concurrence pour s'approprier un emplacement de nid, était largement supérieure aux proportions pondérales qui figurent dans le tableau 1.

Cependant, la population de *S. macrochir* ayant rapidement décliné, la production d'hybrides F_1 était devenue très faible en 1969 et même nulle à partir de 1971. N'étant plus renouvelée en individus F_1, la population hybride était dès lors vouée à disparaître progressivement après avoir, dans sa phase d'expansion explosive, réussi à éliminer *S. macrochir*. A partir de 1969, des signes de dégénérescence apparaissent chez les femelles de Tilapia trois-quarts. Pour un poids donné, la fécondité diminue de moitié de 1969 à 1974. Les femelles, en moins bonne condition physique que les mâles dans leur ensemble, sont également plus sensibles aux chutes brutales de température. Elles sont frappées en saison fraîche de mortalités massives, bien connues des pêcheurs ces dernières années. En 1975, les autorités malgaches ont d'ailleurs interdit la commercialisation de ces poissons pensant qu'ils étaient atteints d'une maladie qui les rendait impropres à la consommation par l'homme. L'évolution des Tilapia trois-quarts n'a pu être suivie au-delà de 1975, mais tous les faits qui viennent d'être relatés indiquent que la population était vouée à disparaître totalement en quelques années à moins que des événements imprévisibles ne viennent modifier la dynamique du peuplement du lac Itasy.

Après la disparition de *S. macrochir*, et profitant du déclin des Tilapia trois-quarts, *S. niloticus* devient à partir de 1974 l'espèce dominante en poids dans les captures. En 1975, les prises atteignent 378 kg en moyenne par filet maillant et par an. Cependant, fait inattendu, à partir de 1973 les rétromesures faites sur les écailles ont mis en évidence l'existence de deux sous-populations de *S. niloticus* dans le lac Itasy, l'une à croissance rapide,

l'autre à croissance nettement plus lente (tabl. III et fig. 5). Les premiers individus à croissance lente semblent être apparus vers 1970. Il n'existe aucun moyen de connaître l'origine et le pedigree de ces poissons ; moins abondants que les individus à croissance rapide identique à celle des *S. niloticus* introduits en 1961, ils ne constituaient que 30 % de l'ensemble en 1975. Bien qu'à première vue leurs caractères morphologiques soient ceux de *S. niloticus* typiques, une hypothèse séduisante, mais difficile à vérifier, serait qu'ils résultent de croisements de retour entre Tilapia trois-quarts et *S. niloticus* typiques. L'introgression expliquerait leur faible croissance. Si cette hypothèse s'avérait exacte, en introduisant une souche de *S. niloticus* en 1961 dans le lac Itasy, on aurait obtenu en une dizaine d'années, par hybridation et introgression : d'abord l'élimination de *S. macrochir* qui paraissait bien implanté et ensuite le transfert dans le pool génique de *S. niloticus* de nouveaux caractères se traduisant notamment par une croissance plus faible. Inutile d'ajouter que ces résultats n'avaient été ni prévus ni recherchés. Il est encore trop tôt pour savoir s'ils seront bénéfiques pour la production globale de la pêche du lac Itasy et s'ils auront des répercussions durables sur la population locale de *S. niloticus*.

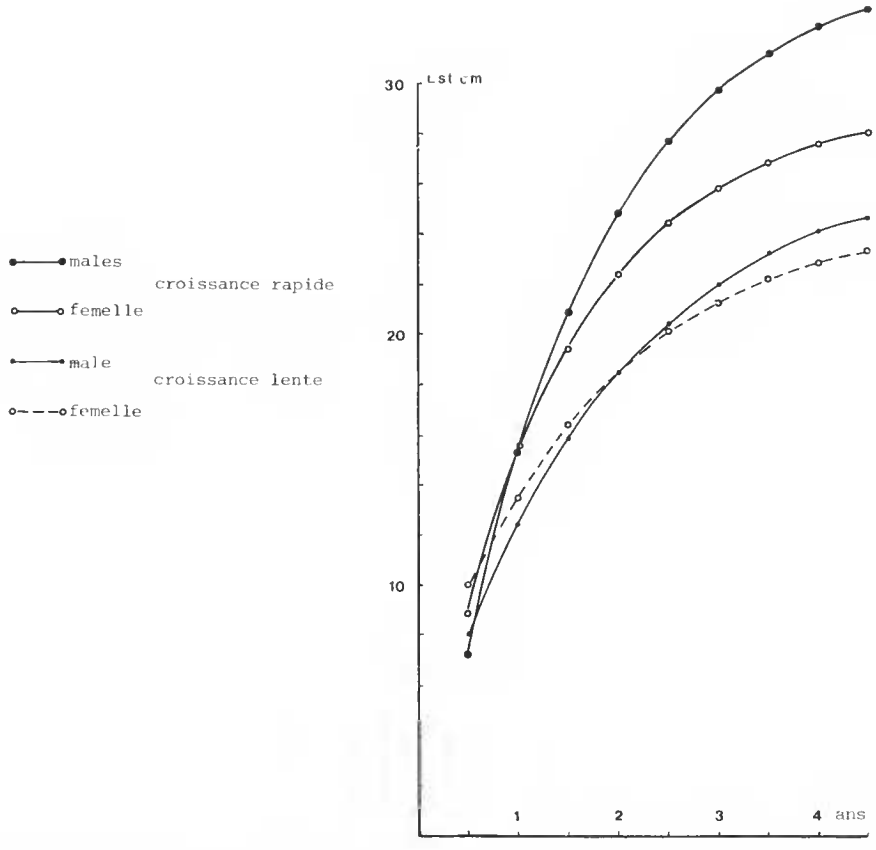


Fig. 5. — Croissance linéaire comparée des deux sous-populations de *Sarotherodon niloticus* du lac Itasy.

TABLEAU III. — Différence de croissance entre deux sous-populations de *Sarotherodon niloticus* du lac Itasy. L'ajustement à un modèle de von Bertalanffy a été réalisé d'après les longueurs observées de t = 6 à t = 54 mois. P en g a été calculé par la relation $P = 0{,}0377\ L^3$.

Age	Croissance rapide				Croissance lente			
t	L observée	L calculée	P	Paramètres	L observée	L calculée	P	Paramètres
Mâles								
6	90	73	14,7	$L\infty = 348{,}5$	90	80	19,3	$L\infty = 267{,}0$
18	219	208	339,3	$k = 0{,}0563$	169	160	182,0	$k = 0{,}0464$
30	271	277	801,3	$t_0 = 1{,}85$	197	205	324,8	$t_0 = 1{,}69$
42	308	312	1145,0		231	232	470,8	
54	334	330	1354,8		250	247	568,1	
Femelles								
6	90	87	24,8	$L\infty = 290{,}4$	90	108	47,5	$L\infty = 227{,}9$
18	191	194	275,3	$k = 0{,}0617$	160	164	166,3	$k = 0{,}0520$
30	254	244	547,7	$t_0 = 0{,}19$	189	194	275,3	$t_0 = 6{,}41$
42	262	268	725,7		207	209	344,2	
54	211	280	827,6		221	218	390,6	
Sexes groupés								
6	90	80	19,3	$L\infty = 319{,}5$	90	100	37,7	$L\infty = 247{,}5$
18	205	201	306,1	$k = 0{,}0590$	165	184	166,3	$k = 0{,}0492$
30	262	261	670,3	$t_0 = 1{,}02$	193	201	306,1	$t_0 = 4{,}05$
42	285	290	919,5		219	222	412,4	
54	307	305	1069,6		235	233	476,9	

V. Importance de l'hybridation introgressive chez les Poissons

Il est intéressant de comparer les observations faites au lac Itasy avec d'autres cas d'hybridation introgressive en milieu naturel, observés en Afrique dans le genre *Sarotherodon*. Lowe (1958) a signalé un cas d'importance marginale au lac Bunyoni (Ouganda) entre *Sarotherodon niloticus* et *Sarotherodon spilurus nigra* appelé à l'époque *Tilapia nigra* et depuis disparu du lac comme les hybrides. Dans le lac Naivasha (Kenya), Elder, Garrod, et Whitehead (1971) ont décrit un cas tout à fait comparable à celui du lac Itasy. S'étant asséché à une époque relativement récente de son histoire, le lac Naisvaha n'avait pratiquement aucune faune autochtone de Poissons, à l'exception d'un petit Cyprinodontidé *Aplocheilichthys antinorii*. En 1925, *Sarotherodon spilurus nigra* y a été introduit et s'est bien acclimaté. En 1965, *S. leucostictus* y fut introduit involontairement en même temps que d'autres espèces. A partir de 1959, on commença à trouver parmi les Cichlidés capturés par les pêcheurs quelques individus d'aspect insolite qui devinrent de plus en plus nombreux au cours des années suivantes. Il s'agissait d'hybrides entre *S. spilurus nigra* et *S. leucostictus*. Ces hybrides présentaient des caractères morphologiques intermédiaires entre ceux des espèces parentes, une coloration particulière et une forte prédominance des mâles sur les femelles. En 1962, ils constituaient 57 % du produit des pêches aux filets maillants. Il fut facile de montrer que ces hybrides fertiles se croisaient entre eux aussi bien qu'avec des *S. spilurus nigra* ou des *S. leucostictus* purs. Il s'agissait donc, là aussi, d'hybridation introgressive. Les statistiques de capture relatives à la dernière décennie (Siddiqui, 1979) ont montré que, dès 1972, *S. spilurus nigra* avait pratiquement disparu alors que les individus considérés comme hybrides devenaient de plus en plus rares. On estime actuellement qu'il ne reste plus au lac Naivasha que des *S. leucostictus*.

Ces introgressions naturelles, accompagnées de transferts de gènes d'une espèce à une autre par hybridation puis back cross répétés, ont eu dans les deux cas, celui du lac Naivasha et celui du lac Itasy, le même résultat : élimination de l'une des espèces et ensuite disparition des hybrides. Ces phénomènes se sont produits à la suite de l'introduction dans un lac, par l'homme, de deux espèces voisines et allopatriques dans les conditions naturelles. Cependant, rien ne permet de penser qu'il s'agisse de cas exceptionnels. Il est probable, au contraire, que les hybridations introgressives et les transferts de gènes qui en résultent sont la règle lorsqu'on introduit dans un même milieu soit deux espèces voisines non isolées génétiquement, soit deux souches d'une même espèce d'origines diverses. Le nom de « pollution génétique » a parfois été appliqué à ce processus car le résultat final est rarement bénéfique pour la population qui subsiste.

Les effets peuvent être évalués sous les aspects de la biogéographie, de l'évolution et de l'aménagement.

Si deux populations voisines, spécifiquement distinctes ou non, occupent à peu près la même niche écologique et se trouvent en présence, la mieux adaptée subsiste seule, l'autre étant éliminée. L'hybridation introgressive est l'un des mécanismes aboutissant à cette élimination lorsque les deux populations peuvent se croiser. Il est probable qu'un tel mécanisme a joué un rôle non négligeable dans la mise en place des faunes actuelles. En effet, si l'isolement de position est à l'origine de la plupart des spéciations, il est évident que dans certains groupes, dont celui des Cichlidés, les espèces sont individualisées

morphologiquement et éthologiquement avant que l'isolement génétique ne soit réalisé. Si donc à la suite de phénomènes naturels deux espèces naissantes se sont trouvées réunies dans le même milieu, l'une des deux a pu être éliminée en quelques années par hybridation introgressive. Ainsi, il ne peut y avoir de zone de cohabitation entre *S. niloticus* et *S. macrochir* ni entre *S. spilurus nigra* et *S. leucostictus*.

D'un point de vue évolutif, l'hybridation introgressive introduit dans le pool génique d'une population des gènes ou des allèles nouveaux qui viennent s'ajouter aux mutations spontanées pour accroître le polymorphisme de la population. C'est donc un facteur d'évolution. Le fait que les populations qui subsistent dans le lac Naivasha et dans le lac Itasy soient considérées respectivement comme des *S. leucostictus* et des *S. niloticus* ne doit pas faire illusion. Ces poissons ne sont pas, malgré les apparences, identiques à ceux qui avaient été introduits avant l'hybridation. Ils ont acquis des potentialités évolutives nouvelles qui, sous l'action conjuguée du temps et de l'environnement, pourront peut-être donner naissance à une forme locale, une sous-espèce et même une espèce naissante. Un certain nombre de formes de Cichlidés endémiques dans les lacs africains pourraient avoir une origine de ce type.

Du point de vue de l'aménagement, le mécanisme de l'hybridation introgressive et la pollution génétique qui en résulte devraient inciter à la prudence ceux qui envisagent d'introduire inconsidérément des poissons dans un milieu autre que celui dont ils proviennent. Il y a évidemment des cas où tout risque d'hybridation est exclu, par exemple lorsque les espèces sont très différentes et parfaitement isolées génétiquement. Cependant, lorsqu'il s'agit de repeuplements à l'aide de souches d'une même espèce, mais d'origines diverses, il est inévitable que l'hybridation introgressive ou métissage se produise. Apparemment rien ne sera changé, mais la population autochtone dont le pool génique avait eu le temps de s'adapter à l'environnement local, recevra des gènes d'une population adaptée à un autre milieu. Comme ces transferts de gènes se font au hasard et qu'ils ne sont ni dirigés ni contrôlés, on ne peut qu'être inquiet sur leur résultat : espérer qu'ils n'auront aucun effet à long terme sur les qualités de l'espèce est illusoire et penser que cet effet sera forcément bénéfique est irréaliste.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Elder, H. Y., et D. J. Garrod, 1961. — A natural hybrid of *Tilapia nigra* and *Tilapia leucosticta* from lake Naivasha, Kenya colony. *Nature, Lond.*, **191** : 722-724.

Elder, H. Y., D. J. Garrod et P. J. P. Whitehead, 1971. — Natural hybrids of the african Cichlid fishes *Tilapia spilurus nigra* and *Tilapia leucosticta* : a case of hybrid introgression. *Biol. J. linn. Soc.*, **3** (2) : 103-146.

Jalabert, B., P. Kammacher et P. Lessent, 1971. — Déterminisme du sexe chez les hybrides entre *Tilapia macrochir* et *Tilapia nilotica* : étude de la sex-ratio dans les recroisements des hybrides de première génération par les espèces parentes. *Annls Biol. anim. Bioch. Biophys.*, **11** (1) : 155-165.

Lowe, R. H., 1958. — Observations on the biology of *Tilapia nilotica* (Lin.) in East African waters. *Rev. Zool. Bot. afr.*, **57** (1-2) : 129-170.

Moreau, J., 1974. — Essai d'interprétation des annuli observés sur les écailles de *Tilapia nilotica* et *Tilapia rendalli* dans les lacs des hauts plateaux malgaches. I. Observations au lac Itasy et au lac de Mantasoa. *Annls Hydrobiol.*, **5** (2) : 83-93.

— 1979. — Biologie et évolution des peuplements de Cichlidés (Pisces) introduits dans les lacs malgaches d'altitude. Thèse doct. État. I.N.P., Toulouse, 38 : 1-345.

Siddiqui, A. Q., 1979. — Changes in the fish species composition in lake Naivasha, Kenya. *Hydrobiologia*, **64** : 131-138.

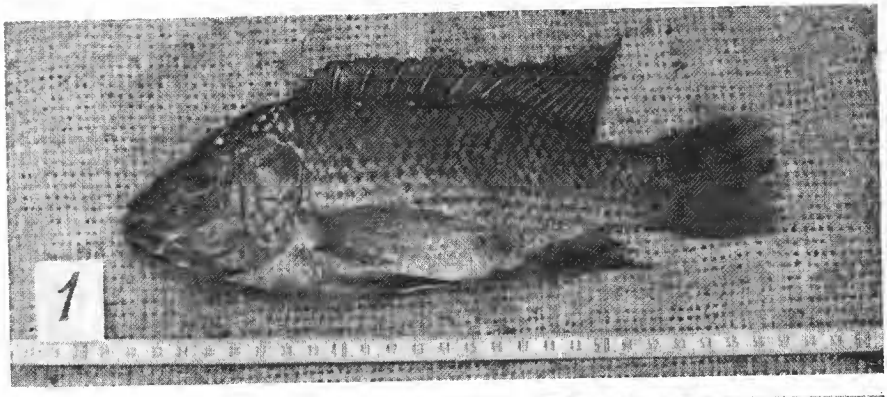
Thérézien, Y., 1964. — Étude en vue du développement de la pêche au lac Itasy. Doc. multigr., C.T.F.T., Tananarive : 1-92.

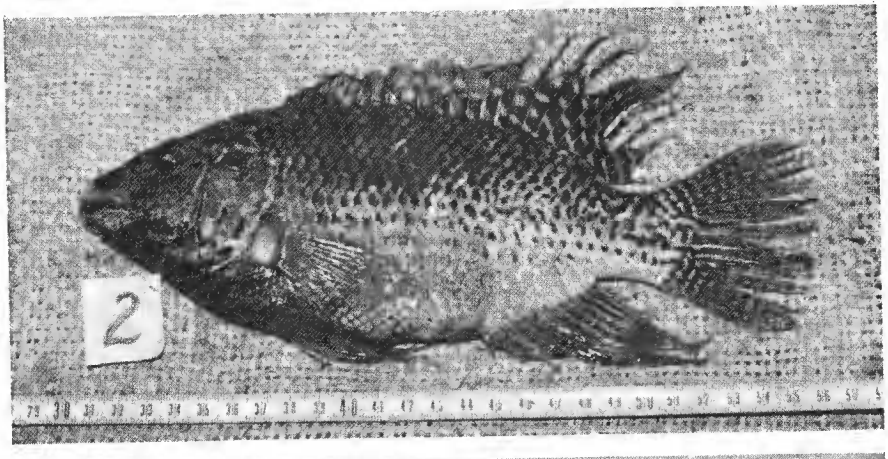
Vincke, M., 1971. — Contribution à l'étude du Tilapia 3/4 du lac Itasy (Madagascar). Rap. ann. 1970. C.T.F.T.,Nogent-sur-Marne : 35-46.

Vincke, M., et J. Bard, 1971. — Le lac Itasy, lac de barrage à Madagascar. Notes et Doc. Pêche Piscicult., C.T.F.T., Nogent-sur-Marne, n.s. 2 : 57-60.

PLANCHE I

1. — Tilapia trois-quarts femelle ; longueur totale, 25 cm ; poids, 295 g ; 23.I.1970 (d'après VINCKE, 1971).
2. — Tilapia trois-quarts mâle ; longueur totale, 25,5 cm ; poids, 290 g ; 23.I.1970 (d'après VINCKE, 1971).
3. — Nid de Tilapia trois-quarts (Mahasoa 17.II.1970) (d'après VINCKE, 1971).





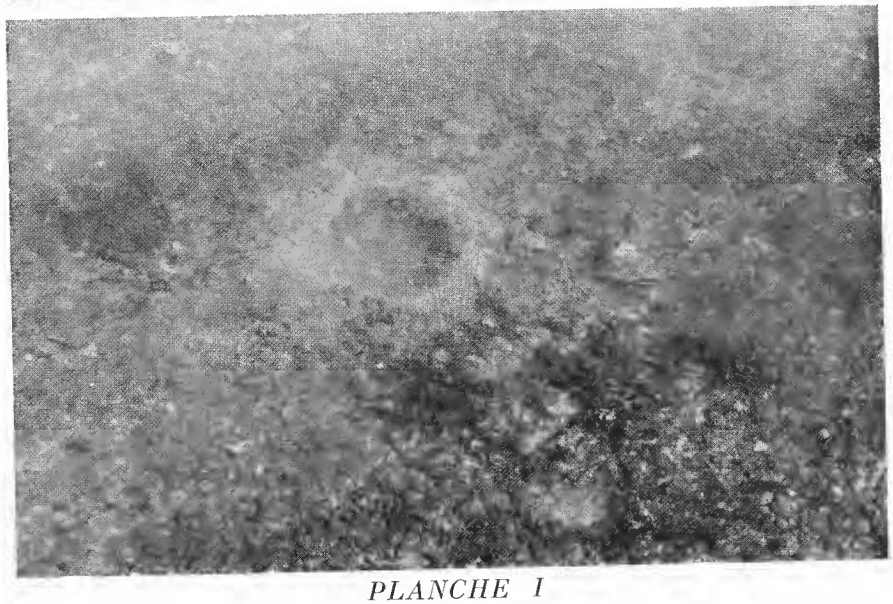


PLANCHE I

Achevé d'imprimer le 16 octobre 1981.

Le 1er trimestre de l'année 1981 a été diffusé le 30 juillet 1981.

IMPRIMERIE NATIONALE

1 564 002 5